

O antocrono como unidade básica do desenvolvimento floral

Nereu Augusto Streck⁽¹⁾ e Natalia Teixeira Schwab⁽¹⁾

⁽¹⁾Universidade Federal de Santa Maria, Avenida Roraima, nº 1.000, Cidade Universitária, Camobi, CEP 97105-900 Santa Maria, RS, Brasil.
E-mail: nstreck2@yahoo.com.br, natalia_schwab@hotmail.com

Resumo – O desenvolvimento vegetativo de plantas tem sido amplamente descrito com o uso do conceito de filocrono, mas pouco esforço tem sido feito para descrever o desenvolvimento da flor durante sua fase reprodutiva. O objetivo deste trabalho foi apresentar, por meio de uma revisão da literatura, o antocrono como unidade básica do desenvolvimento da flor, especialmente durante a fase de abertura de flores. O antocrono é o intervalo de tempo necessário para duas flores subsequentes atingirem o mesmo estágio de desenvolvimento, com unidades de tempo em dias ou em °C dia por flor. O conceito do antocrono preenche parte da falta de estudos sobre o desenvolvimento da flor, uma vez que é a unidade básica do processo de abertura floral. O antocrono pode ser medido a partir de experimentos em campo ou estimado por análise de regressão linear simples. Até o momento, o antocrono foi quantificado apenas em *Gladiolus x grandiflorus* Hort. Portanto, os fatores que afetam o antocrono ainda precisam ser determinados para identificar o seu efeito na taxa de abertura floral.

Termos para indexação: antese, inflorescência, desenvolvimento reprodutivo, unidade de desenvolvimento.

Introdução

Estudos sobre o desenvolvimento e o crescimento de plantas têm sido realizados por biólogos, cientistas de plantas, ambientalistas, entre outros. Embora o desenvolvimento e o crescimento sejam processos relacionados e que frequentemente ocorrem de maneira simultânea durante a maior parte do tempo de vida das plantas, eles são processos distintos (Wilhelm & McMaster, 1995). O crescimento geralmente é definido como o aumento irreversível de qualquer dimensão física, como comprimento, área, volume e massa, sendo um conceito que, em última análise, implica no aumento de tamanho da planta (Reichardt & Timm, 2012). O desenvolvimento, por sua vez, é um termo mais complexo, já que representa um conjunto de processos desde a iniciação e a diferenciação de órgãos até a senescência da planta (Wilhelm & McMaster, 1995). Assim, o termo desenvolvimento é usado para descrever como a planta passa por alterações fisiológicas ao longo do seu ciclo de vida, no final do qual as sementes são formadas e amadurecem, a fim de perpetuar a espécie (Reichardt & Timm, 2012). Essas definições são aplicáveis tanto a uma única planta como, também, a um dossel.

O ciclo de desenvolvimento de uma planta ou uma cultura pode ser dividido em duas fases principais: vegetativa e reprodutiva. Durante a fase vegetativa,

órgãos estruturais, como folhas, caule e raízes, são diferenciados e crescem. O desenvolvimento da planta nessa fase tem sido amplamente descrito com uso do conceito de filocrono (Streck et al., 2007; Rosa et al., 2009; Costa et al., 2014; Martins et al., 2014), definido como o intervalo de tempo entre o aparecimento de duas folhas sucessivas (Wilhelm & McMaster, 1995; Skinner & Nelson, 1992). Desta perspectiva, a fase vegetativa pode ser entendida como o resultado da acumulação de unidades de filocrono, consideradas como a unidade básica do desenvolvimento vegetativo. O conceito de filocrono tem sido amplamente aplicado a culturas anuais e perenes (Streck et al., 2007; Rosa et al., 2009; Streck et al., 2012; Costa et al., 2014; Martins et al., 2014; Rodrigues et al., 2014; Davidson et al., 2015), e fatores genéticos e ambientais que afetam o filocrono, tais como temperatura, umidade do solo e fotoperíodo, também foram identificados (Kirby, 1995). No entanto, quanto à fase reprodutiva, menos esforço tem sido dedicado para descrever o desenvolvimento da flor, principalmente no que se refere à taxa de abertura de flores em inflorescências.

Vários processos relacionados ao desenvolvimento da flor têm sido amplamente estudados, como a transição da fase vegetativa para a fase reprodutiva, os efeitos de nutrientes e hormônios (sobretudo giberelinas) na floração, os ritmos circadianos e o fotoperiodismo (Reid & Evans, 1986; Taiz & Zeiger,

2009). De acordo com Doorn & Meeteren (2003), a abertura da flor em muitas espécies é acompanhada por elevada taxa de expansão celular, movimentos (como, por exemplo, fototropismo), e complexa regulação por fatores externos (ambiente) e internos (oferta de carboidratos, potencial hídrico e hormônios). Entretanto, questões importantes ainda permanecem: Como estudar ou descrever a taxa de abertura de flores? Qual é a importância da taxa de abertura floral? Quais fatores conduzem à abertura de flores em inflorescências?

Recentemente, Schwab et al. (2014) propuseram o termo “antocrono” (formado a partir dos radicais gregos *anthos* = flor e *cronos* = tempo) para definir o intervalo de tempo para a abertura de flores sucessivas em uma inflorescência. Esse termo é uma possível resposta à primeira pergunta feita anteriormente, e pode ser o ponto de partida para estudos sobre a taxa de abertura floral, o que levará a uma melhor compreensão do desenvolvimento durante a fase reprodutiva das plantas.

O objetivo deste trabalho foi apresentar, por meio de uma revisão da literatura, o antocrono como unidade básica do desenvolvimento da flor, especialmente durante a fase de abertura de flores.

A importância do desenvolvimento da flor

As partes de interesse econômico nas culturas agrícolas variam muito e compreendem: raízes (como, por exemplo, mandioca, cenoura e batata doce), caules (cana-de-açúcar e batata), folhas (culturas forrageiras e alface), frutas (maçã, uva, pêssago, melancia e tomate), sementes (culturas de grãos, como arroz, soja, milho, trigo, entre outros) e flores (rosa, gladiolo e lírio). Destes grupos, as culturas de frutos, sementes e flores dependem diretamente do desenvolvimento floral.

Em relação às culturas florícolas, as inflorescências ou as flores individuais são a parte de interesse econômico principal. Para as flores de corte, o desenvolvimento pós-colheita desempenha papel decisivo na definição do produto comercializável, tanto em termos de qualidade, como quesito para atrair os consumidores, quanto de sua vida de vaso ou vida pós-colheita. A vida pós-colheita de diversas flores de corte envolve um período em que a flor abre a partir do ou próximo ao estágio do botão floral (Reid & Evans, 1986). Portanto, um entendimento

compreensivo da taxa de abertura da flor pode ser útil para o planejamento de práticas de colheita e de gestão de entrega de produtos, que podem acelerar ou atrasar o processo. Conforme Reid & Evans (1986), técnicas de manejo pós-colheita de flores de corte incluem a colheita antecipada e o armazenamento de botões, o que exigiria uma melhor compreensão dos mecanismos de abertura das flores.

Além da sua importância para as culturas florícolas, o desenvolvimento da flor também é crucial para as culturas de frutos e sementes, que se desenvolvem a partir de flores. Assim, ao se determinar o intervalo de tempo para a abertura de flores em uma dada cultura e os fatores que impulsionam essa taxa, pode ser possível, por exemplo, fazer algumas inferências sobre os processos de polinização, que são essenciais para espécies de polinização cruzada. O tempo de abertura da flor marca o início do período em que os polinizadores serão atraídos, o que conduzirá à remoção do pólen de flores masculinas e bissexuais, bem como à polinização, à fertilização e à formação de frutos e sementes em flores femininas e bissexuais (Doorn & Meeteren, 2003). Dessa forma, em última análise, os fatores que afetam a taxa de abertura da flor podem potencialmente afetar a formação de frutos e sementes.

Descrição da taxa de abertura da flor

A base morfológica para a definição do antocrono

O desenvolvimento vegetativo pode ser representado pelo número acumulado de folhas emitidas pela planta (Counce et al., 2000), as quais são os órgãos responsáveis pela interceptação da radiação solar para a fotossíntese. Essa mesma ideia pode ser usada para representar o desenvolvimento da flor, isto é, a acumulação de certo número de flores em uma inflorescência pode definir o progresso do desenvolvimento de culturas florícolas. Assim como o número de folhas é baseado em critérios morfológicos dicotômicos, como, por exemplo, se uma folha é visível ou não (Counce et al., 2000; Streck et al., 2003), o número de flores também pode ser determinado por um critério morfológico presente ou ausente. Schwab et al. (2014), ao estudar o gladiolo, usaram a presença de anteras visíveis ao observador como critério dicotômico para definir se um florete estaria aberto ou não. Entretanto, outros critérios

também podem ser adequados, ao se considerar que angiospermas apresentam diferenças morfológicas nas estruturas reprodutivas e nos mecanismos de abertura da flor. Em *Oenothera* spp., por exemplo, um mecanismo semelhante a um “zíper” mantém as sépalas conectadas e as pétalas são subitamente liberadas à medida que crescem (Doorn & Meeteren, 2003). Quando as flores satisfazem os critérios morfológicos para a abertura, o desenvolvimento progride em direção ao fim da floração, até que o número final de flores abertas seja alcançado, do mesmo modo como o número final de folhas marca o fim da fase de aparecimento de folhas (Counce et al., 2000; Schwab et al., 2015). Ao se considerar isso, o antocrono pode ser definido como o intervalo de tempo necessário para que duas flores subsequentes atinjam o mesmo estágio de desenvolvimento, com base em critérios morfológicos de abertura.

O conceito de antocrono é útil para muitas espécies de flores de corte, tais como gladiolo e frésia, em que inflorescências são colhidas comercialmente na fase de botão, antes de as flores estarem totalmente desenvolvidas (Reid & Evans, 1986). O antocrono também é um conceito útil para espécies que têm ou inflorescências indeterminadas, como os tipos racemo, corimbo, espiga, panícula, espádice, umbela, amento e capítulo; ou inflorescências determinadas, como címera unípara, címera múltipara, glomérulo e sicônio (Vidal & Vidal, 2007). Nas inflorescências, as flores geralmente não abrem ao mesmo tempo, e a antese dura vários dias ou semanas. Neste caso, o tempo de abertura de flores sucessivas na mesma inflorescência permite determinar o período de floração, que é importante tanto para definir a vida de vaso de flores de corte, quanto o período em que as flores estão receptíveis para a polinização, no caso das espécies que produzem sementes.

Medida e estimativa do antocrono

O antocrono pode ser medido diretamente a partir de observações em campo ou pode ser estimado por meio de análise de regressão simples. Observações em campo incluem visitar as plantas diariamente e anotar a data de abertura das flores da inflorescência com base em critérios morfológicos definidos anteriormente. Por exemplo, se o critério morfológico para a flor aberta for “antras visíveis”, então o dia em que as antras forem visíveis ao observador pela primeira vez, será

o dia em que a flor está aberta. Ao se usar o mesmo critério, o dia em que a próxima flor da inflorescência for considerada aberta marcará o período necessário para abertura de duas flores sucessivas, ou seja, o antocrono. Se forem utilizados outros critérios práticos, tais como a percentagem de aparecimento da flor ou a percentagem de abertura de botões florais, o antocrono também pode ser estimado pela subtração da percentagem no dia “n” da percentagem no dia “n-1”. Um exemplo de quando a antese é utilizada como critério morfológico para indicar flores abertas e da representação do antocrono em *Gladiolus x grandiflorus* Hort. é apresentado na Figura 1.

Deve se considerar, no entanto, que as observações diárias em campo são bastante demoradas. Para superar esta limitação, o número de flores abertas pode ser observado em campo apenas uma ou duas vezes por semana, e, a partir destes dados, o antocrono pode ser estimado por meio de regressão linear simples entre o número acumulado de flores e o tempo (Figura 2). O declive da regressão linear representa a taxa de abertura da flor, e o antocrono pode ser estimado como o inverso do declive da regressão, isto é, antocrono = $1/a$, com unidade de tempo por flor (Schwab et al., 2014). Esta abordagem é semelhante a utilizada para estimar o filocrono (Rosa et al., 2009; Costa et al., 2014; Martins et al., 2014).

Um pressuposto importante para estimar o antocrono a partir de regressão linear simples (Figura 2) é a forte dependência entre o desenvolvimento da flor e o tempo; neste caso, o coeficiente de determinação (R^2) da regressão linear deve ser o mais próximo possível de 1 (acima de 0,95). Schwab et al. (2014), por exemplo, para gladiolo, estimaram que o antocrono varia de 0,99 a 1,36 dias por florete, com R^2 de 0,96 a 0,97. É fundamental levar em conta os principais fatores que controlam o desenvolvimento individual das flores para definir a variável independente na Figura 2 (eixo X = tempo). Por exemplo, se a temperatura afetar a taxa de abertura da flor, então o tempo térmico ($^{\circ}\text{C}$ dia) deve ser preferido ao tempo do calendário (dias ou semanas) como a variável X (Figura 2).

Aplicações para o antocrono

O desenvolvimento reprodutivo em plantas é muito mais complexo do que o vegetativo. Tudo começa com a diferenciação dos primórdios apicais em estruturas reprodutivas e vai até o senescência. Durante este

período de tempo, o desenvolvimento da flor é parte importante do desenvolvimento reprodutivo por diversas razões. Durante a floração, a polinização define o início do crescimento e do desenvolvimento dos frutos e das sementes (Doorn & Meeteren, 2003). Além disso, a taxa de abertura das flores define a taxa de ocorrência da frutificação.

O antocrono como unidade básica do processo de abertura da flor pode ser usado para estudar as espécies com inflorescências botanicamente classificadas como indeterminadas, entre os quais destacam-se as: do tipo cacho (Figura 3 A) em *Vitis vinifera* L., *Crotalaria zanzibarica* Benth. e *Consolida ajacis* Nieuwl.; do tipo espiga (Figura 3 B) em *Gladiolus x grandiflorus* Hort., *Liatris spicata* (L.) Willd. e *Curcuma longa* L.; e do tipo panícula (Figura 3 C) em *Oryza sativa* L. e *Gypsophila paniculata* L. Em inflorescências do tipo panícula, onde as flores estão localizadas na ramificação secundária a partir do ráquis principal (Figura 3 C), uma análise de regressão pode ser realizada para cada ramo, e são esperadas algumas sobreposições do momento da abertura das flores entre os diferentes ramos.

Em flores de corte, como *Gladiolus x grandiflorus* Hort., *Antirrhinum majus* L., *Gypsophila paniculata* L., *C. ajacis*, *Solidago canadensis* L., *L. spicata* e *C. Longa*, o antocrono pode ser utilizado para estimar a durabilidade ou a vida de prateleira de hastes florais. O antocrono também pode ajudar na definição de práticas de manejo pós-colheita, como temperatura de armazenamento e controle da luz (Reid & Evans, 1986). Outro uso é em modelos matemáticos de culturas agrícolas, para simular a dinâmica do desenvolvimento da flor durante a fase reprodutiva. Contudo, até agora, o antocrono foi apenas quantificado em gladiolo (Schwab et al., 2014), o que indica que deve ser estudado em várias outras culturas.

Os erros na estimativa do antocrono por meio de análise de regressão linear (Figura 2) podem levar à subestimação ou à superestimação da taxa de abertura da flor. Esses erros podem estar relacionados a fatores ambientais e a fatores internos da planta que afetam a abertura floral (Doorn & Meeteren, 2003), e devem ser incluídos no eixo X da regressão. Alguns destes fatores potenciais são citados a seguir.

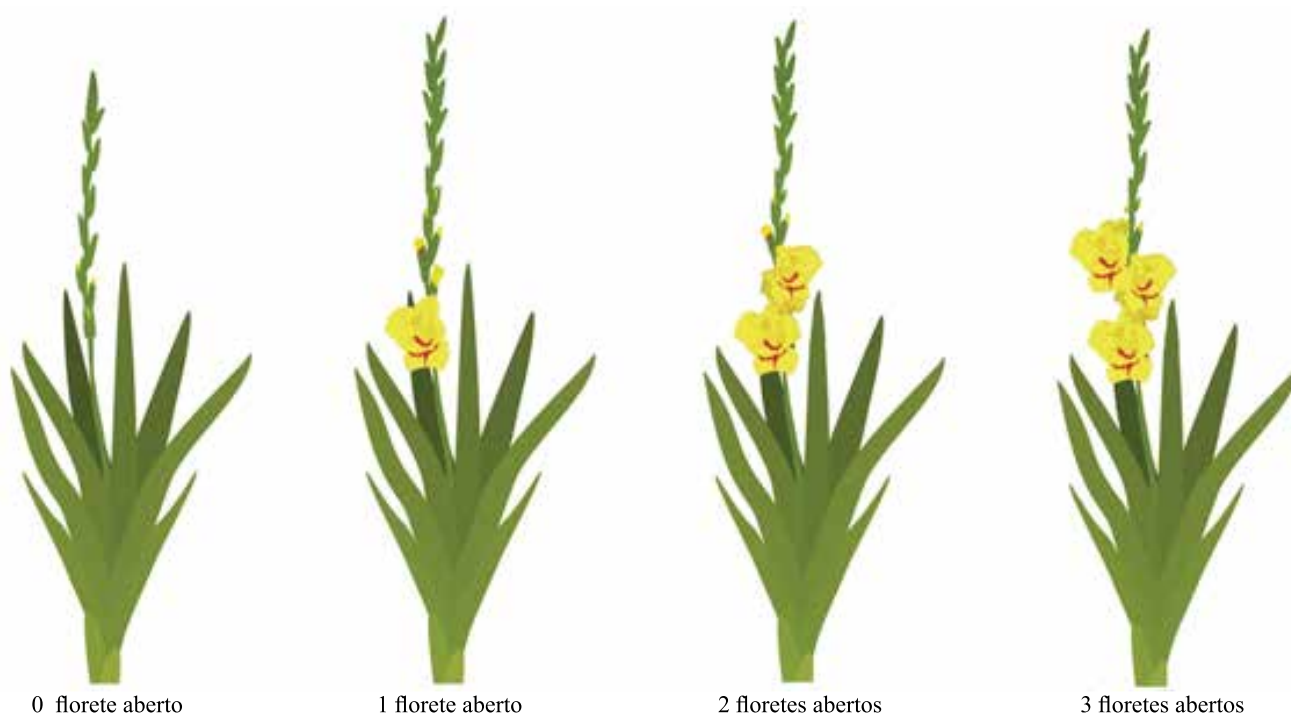


Figura 1. Floretes abertos em *Gladiolus x grandiflorus* Hort. de acordo com o critério morfológico anteras visíveis ao observador. O intervalo de tempo entre a abertura de dois floretes sucessivos é o antocrono.

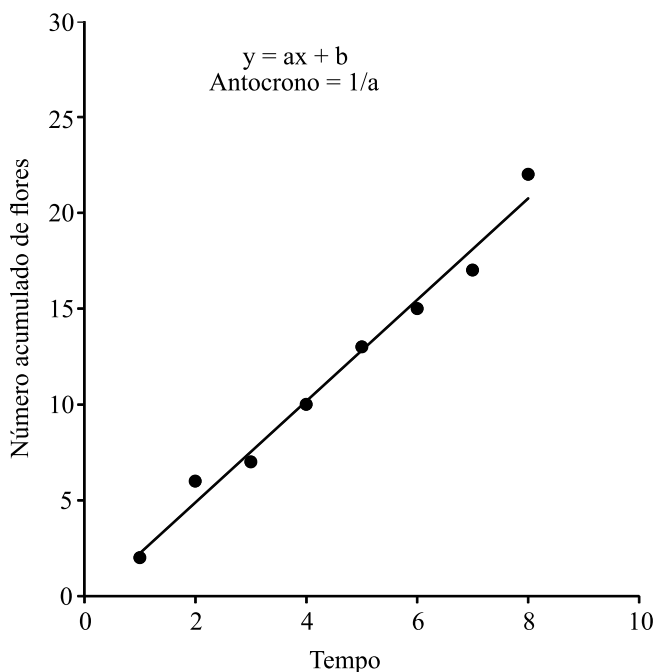


Figura 2. Regressão linear simples entre o número acumulado de flores e o tempo. O inverso do declive a da regressão linear é uma estimativa do antocrono.

Fatores que afetam o antocrono

Durante a fase reprodutiva, plantas de várias espécies alocam uma enorme quantidade de energia fotossintetizada para a floração. Essa energia provém basicamente da mobilização dos carboidratos armazenados (Doorn & Meeteren, 2003), e, portanto, qualquer fator que afeta a produção e a translocação de carboidratos pode potencialmente afetar o antocrono. Entre esses fatores estão: temperatura, qualidade e quantidade de luz, horas de luz e de escuro, e suprimento hídrico (Reid & Evans, 1986; Doorn & Meeteren, 2003). Fatores secundários e que supostamente afetam o antocrono incluem densidade de plantas, danos causados por insetos e doenças, e competição interespecífica com plantas daninhas.

Uma vez que o termo antocrono foi proposto apenas recentemente (Schwab et al., 2014), o papel de cada um destes fatores ainda precisa ser quantificado para diferentes espécies, o que constitui uma justificativa para inúmeros estudos futuros.

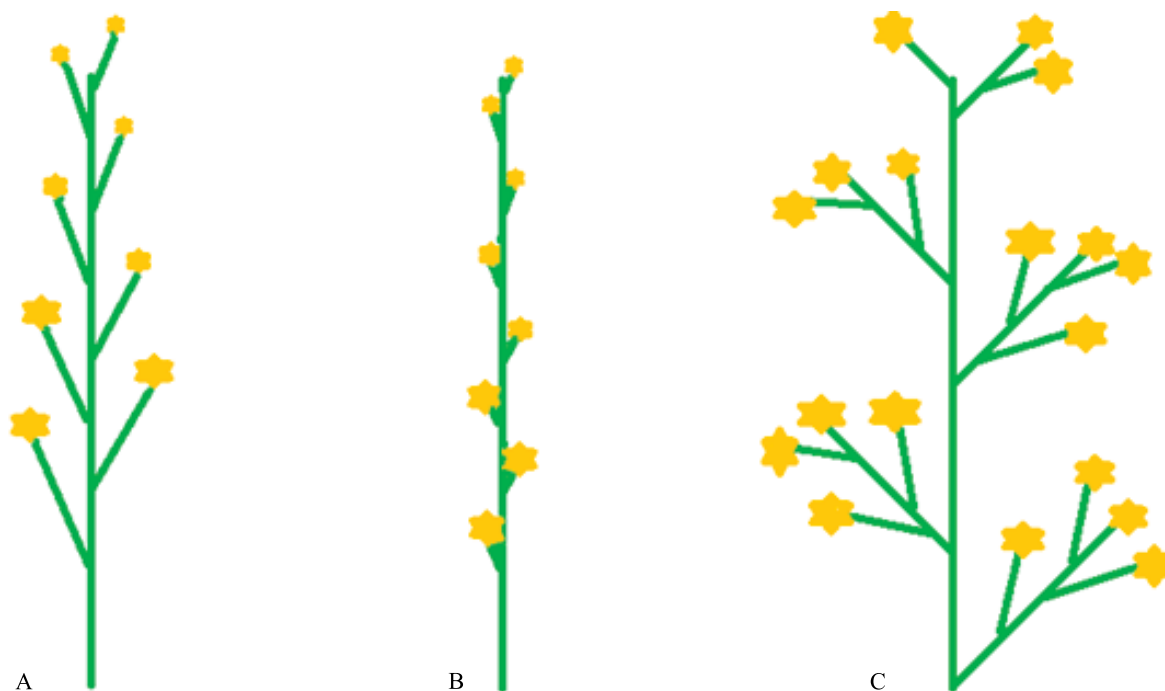


Figura 3. Tipos de inflorescência aos quais se aplica o conceito de antocrono: A, racemo; B, espiga; e C, panícula.

Considerações Finais

Pouco esforço tem sido feito para descrever o desenvolvimento reprodutivo, quando comparado ao vegetativo, em culturas agrícolas. O conceito de antocrono como unidade básica para abertura de flores preenche parte desta lacuna. O antocrono pode ser medido a partir de observações em campo ou estimado por análise de regressão simples. Até agora, o antocrono só foi quantificado em *Gladiolus x grandiflorus* Hort. Portanto, os fatores que afetam o antocrono ainda precisam ser determinados, para identificar se eles desempenham papel importante na taxa de abertura das flores e, consequentemente, no antocrono.

Agradecimentos

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pelo apoio financeiro.

Referências

- COSTA, R.C. da; CALVETE, E.O.; MENDONÇA, H.F.C.; CECATTO, A.P. Phenology, phyllochron, and gas exchanges in frigo and fresh strawberry (*Fragaria × ananassa* Duch.) plants of cv. Albion. **Australian Journal of Crop Science**, v.8, p.901-908, 2014.
- COUNCE, P.A.; KEISLING, T.C.; MITCHELL, A.J. A uniform, objective, and adaptive system for expressing rice development. **Crop Science**, v.40, p.436-443, 2000. DOI: 10.2135/cropsci2000.402436x.
- DAVIDSON, A.; SILVA, D. da; QUINTANA, B.; DEJONG, T.M. The phyllochron of *Prunus persica* shoots is relatively constant under controlled growth conditions but seasonally increases in the field in ways unrelated to patterns of temperature or radiation. **Scientia Horticulturae**, v.184, p.106-113, 2015. DOI: 10.1016/j.scienta.2014.12.033.
- DOORN, W.G. van; MEETEREN, U. van. Flower opening and closure: a review. **Journal of Experimental Botany**, v.54, p.1801-1812, 2003. DOI: 10.1093/jxb/erg213.
- KIRBY, E.J.M. Factors affecting rate of leaf emergence in barley and wheat. **Crop Science**, v.35, p.11-19, 1995. DOI: 10.2135/cropsci1995.0011183X003500010003x.
- MARTINS, F.B.; PEREIRA, R.A. de A.; PINHEIRO, M.V.M.; ABREU, M.C. Desenvolvimento foliar em duas cultivares de oliveira estimado por duas categorias de modelos. **Revista Brasileira de Meteorologia**, v.29, p.505-514, 2014. DOI: 10.1590/0102-778620140020.
- REICHARDT, K.; TIMM, L.C. **Solo, planta e atmosfera: conceitos, processos e aplicações**. 2.ed. Barueri: Manole, 2012. 524p.
- REID, M.S.; EVANS, R.Y. Control of cut flower opening. **Acta Horticulturae**, v.181, p.45-54, 1986. DOI: 10.17660/ActaHortic.1986.181.4.
- RODRIGUES, R.C.; SOUSA, T.V.R.; MELO, M.A.A.; ARAÚJO, J.S.; LANA, R.P.; COSTA, C.S.; OLIVEIRA, M.E.; PARENTE, M.O.M.; SAMPAIO, I.B.M. Agronomic, morphogenic and structural characteristics of tropical forage grasses in northeast Brazil. **Tropical Grasslands – Forrajes Tropicales**, v.2, p.214-222, 2014.
- ROSA, H.T.; WALTER, L.C.; STRECK, N.A.; ALBERTO, C.A. Métodos de soma térmica e datas de semeadura na determinação de filocrono de cultivares de trigo. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.44, p.1374-1382, 2009. DOI: 10.1590/S0100-204X2009001100002.
- SCHWAB, N.T.; STRECK, N.A.; BECKER, C.C.; LANGNER, J.A.; UHLMANN, L.O.; RIBEIRO, B.S.M.R. A phenological scale for the development of *Gladiolus*. **Annals of Applied Biology**, v.166, p.496-507, 2015. DOI: 10.1111/aab.12198.
- SCHWAB, N.T.; STRECK, N.A.; LANGNER, J.A.; RIBEIRO, B.S.M.R.; UHLMANN, L.O.; BECKER, C.C. Aplicabilidade do termo antocrono para representar a velocidade de abertura de flores em inflorescência. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.49, p.657-664, 2014. DOI: 10.1590/S0100-204X2014000900001.
- SKINNER, R.H.; NELSON, C.J. Estimation of potential tiller production and site usage during tall fescue canopy development. **Annals of Botany**, v.70, p.493-499, 1992.
- STRECK, N.A.; WEISS, A.; XUE, Q.; BAENZIGER, P.S. Incorporating a chronology response into the prediction of leaf appearance rate in winter wheat. **Annals of Botany**, v.92, p.181-190, 2003. DOI: 10.1093/aob/mcg121.
- STRECK, N.A.; BELLÉ, R.A.; BACKES, F.A.A.L.; GABRIEL, L.F.; UHLMANN, L.O.; BECKER, C.C. Desenvolvimento vegetativo e reprodutivo em gladiolo. **Ciência Rural**, v.42, p.1968-1974, 2012. DOI: 10.1590/S0103-84782012001100010.
- STRECK, N.A.; MICHELON, S.; ROSA, H.T.; WALTER, L.C.; BOSCO, L.C.; PAULA, G.M. de; CAMERA, C.; SAMBORANHA, F.K.; MARCOLIN, E.; LOPES, S.J. Filocrono de genótipos de arroz irrigado em função da época de semeadura. **Ciência Rural**, v.37, p.323-329, 2007. DOI: 10.1590/S0103-84782007000200005.
- TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia vegetal**. 4.ed. Porto Alegre: Artmed, 2009. 819p.
- VIDAL, W.N.; VIDAL, M.R.R. Botânica – Organografia: quadros sinóticos ilustrados de fanerógamos. 4.ed. rev. e ampl. Viçosa: UFV, 2007. 149p.
- WILHELM, W.W.; MCMASTER, G.S. Importance of the phyllochron in studying development and growth in grasses. **Crop Science**, v.35, p.1-3, 1995. DOI: 10.2135/cropsci1995.0011183X003500010001x.

Recebido em 26 de junho de 2015 e aprovado em 19 de maio de 2016